УДК 599.323.4:591.525

И. Г. Емельянов

ИЗУЧЕНИЕ ОТНОСИТЕЛЬНОГО РОСТА НЕКОТОРЫХ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ ОБЩЕСТВЕННЫХ ПОЛЕВОК ПОПУЛЯЦИИ ЦЕЛИННОЙ СТЕПИ АСКАНИЯ-НОВА

Проблема роста животных принадлежит к числу наиболее актуальных, имеющих теоретическое и практическое значение. Однако до сих пор она не может считаться решенной, т. к. на рост животных в целом и на отдельные части их организма в частности, оказывает прямое или косвенное воздействие множество факторов. Учесть же действие всех этих факторов и роль каждого из них практически невозможно. Кроме того, нет единого мнения в определении самого понятия «рост». Так, И. И. Шмальгаузен (1935, с. 8) указывал, что «рост живых существ состоит в увеличении массы активных частей организма, при котором количество свободной энергии в организме возрастает». Мерой общего количества свободной энергии организма может служить вес тела, который в свою очередь является обобщающей характеристикой составляющих его переменных. Важнейшим показателем взаимодействия этих переменных является скорость роста. В процессе роста формируются пропорции тела. Иными словами скорость роста и пропорции тела оказываются взаимозависимыми.

Несомненно, что пропорции тела животных зависят как от скорости роста всего организма, так и от скорости роста каждой системы и органа. В одно и то же время темп роста различных органов будет неодинаковым. Иллюстрацией этого положения может служить закон «гетерономного» роста (Шмальгаузен, 1927) и его частный случай — эмпирический закон «аллометрического» роста (Huxley, 1927, 1932): различные константы роста отдельных частей организма животного при увеличении его размеров приводят к изменению пропорций тела. Кроме того, темп роста различных органов в индивидуальном развитии изменяется в зависимости от значения, какое имеют их функции в жизненных процессах в разные периоды онтогенеза (Матвеев, 1968; Туманов, 1972).

Из литературы известно, что темп относительного роста различных признаков может сильно варьировать у животных разного пола, различных возрастных групп, сезонных генераций (Bährens, 1959; Frick, 1961; Ищенко, 1964; Krebs, 1964; Шварц и др., 1964, 1968; Boccard, и др., 1964; Канеп, 1967; Яковлева, 1970; Bryden, 1971; Емельянов, 1973; Егоров, 1974).

Материал и методика

Изучали относительный рост печени, надпочечников, почек и сердца у самцов и самок общественных полевок во все сезоны 1973 г. Отловлено и исследовано 725 грызунов. У беременных самок вес матки с эмбрионами вычитали из общего веса тела. Возрастной состав популяции определяли на основании предложенного Н. В. Башениной (1953) и уточненного Н. И. Лариной и В. А. Лапшовым (1974) метода определения возраста по степени скульптурированности черепа. При этом учитывали вес

и длину тела, вес хрусталика глаза и тимуса, генеративное состояние полевок. Были выделены три возрастные группы: молодые (juvenis), полувзрослые (subadultus), взрослые (adultus).

При изучении относительного роста обычно используется степенное уравнение $Y=AX^{в}$. Показатель степени (аллометрический экспонент) указывает на соотношение темпов роста органа и целого организма. Если аллометрический экспонент больше 1, то наблюдается положительная аллометрия (орган растет быстрее тела), если он меньше 1 — имеет место отрицательная аллометрия (орган растет медленнее тела). В нашей работе скорость относительного роста органов в разных возрастных группах вычислялась из уравнения прямолинейной регрессии $Y=BX+A$. Каждое уравнение решали методом наименьших квадратов (Плохинский, 1961), а для проверки его вторично рассчитывали через коэффициент корреляции (Рокицкий, 1961). Поскольку различные органы значительно отличаются по весу, то при сопоставлении их относительного роста необходимо было перейти к каким-то безразмерным характеристикам. Обычно это делается логарифмированием. Однако с помощью логарифмирования все же не удается избавиться от размерности. Поэтому был использован метод анализа, вытекающий из предложенного В. А. Межжериным (1972) третьего принципа относительности, суть которого состоит в рассмотрении биологических систем через собственную систему координат. В основе его лежит тот факт, что любая биосистема может быть рассмотрена не в обычной, а в собственной системе координат, т. е. относительно своей пространственно-временнóй оси (оптимума). В этом случае при анализе биосистемы за точку отсчета принимаются оптимальные значения признаков. В нашем случае — это оптимальный вес тела и оптимальный вес анализируемых органов. Оптимальными мы считали средние арифметические значения исследуемых признаков, которые вычисляли в выборках отдельно для самцов и самок каждой возрастной группы. Переход к безразмерным величинам осуществлялся делением конкретного значения на оптимальное (Емельянов, 1975).

Результаты исследований и их обсуждение

Проведенные исследования показали, что для самцов и самок каждой возрастной группы в разные сезоны характерен свой темп относительного роста внутренних органов. Причем скорость относительного роста органов полевок различных возрастных групп разная. Изменение скоростей относительного роста различных органов в разных возрастных группах можно объяснить наличием механизмов, регулирующих распределение энергии и вещества между органами (Емельянов, 1974, 1975). На возможность существования таких механизмов указывали Боккар и Дюмон (Boccard, Dumont, 1970) при изучении относительного роста мускулатуры ягнят.

Средние арифметические значения показателя скорости относительного роста, вычисленные для животных всех возрастных групп в каждый сезон исследований (табл. 1), указывают на положительную аллометрию печени (исключение составляют лишь самцы в зимний период) и отрицательную аллометрию остальных изученных органов (за исключением надпочечников осенью у самок). Эти исключения связаны со значительным снижением скорости относительного роста печени полувзрослых самцов в феврале и с высокой скоростью относительного роста надпочечников молодых самок в октябре, что, несомненно, влечет за собой изменение значений среднего арифметического показателя скорости относительного роста этих органов.

Таблица 1

Сезонные особенности скорости относительного роста внутренних органов

Месяц	Среднее арифметическое показателя скорости относительного роста ($\bar{в}^1$)							
	печени		надпочечника		почки		сердца	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
Февраль	1,048	0,933	0,562	0,608	0,702	0,822	0,670	0,649
Апрель	1,070	1,074	0,840	0,629	0,730	0,742	0,742	0,845
Июль	1,106	1,079	0,825	0,531	0,741	0,983	0,806	0,303
Октябрь	1,102	1,044	1,050	0,949	0,884	0,876	0,693	0,761

Рассмотрим возрастные особенности относительного роста органов без учета сезонов. Средние арифметические значения показателя скорости относительного роста в различных возрастных группах для всех сезонов исследований (табл. 2) указывают, что для печени характерен высокий относительный рост во всех возрастных группах с некоторым снижением у полувзрослых, однако во всех случаях наблюдается положительная аллометрия. Темп относительного роста надпочечников максимален у молодых полевок и снижается с возрастом, хотя у взрослых особей по сравнению с полувзрослыми он несколько выше. Лишь у самок первой возрастной группы наблюдается положительная аллометрия, во всех остальных случаях для надпочечников характерна отрицательная аллометрия. Скорость относительного роста почек и сердца с возрастом, как правило, снижается, только у полувзрослых самцов темп роста почек несколько выше, хотя и отстает от темпа роста тела (отрицательная аллометрия).

Таблица 2

Возрастные особенности скорости относительного роста внутренних органов

Возрастная группа	Среднее арифметическое показателя скорости относительного роста ($\bar{в}^2$)							
	печени		надпочечника		почки		сердца	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
Juvenis	1,103	1,046	1,471	0,804	0,812	0,816	0,903	0,825
Subadultus	1,011	1,012	0,435	0,556	0,743	0,973	0,781	0,586
Adultus	1,130	1,039	0,552	0,674	0,738	0,779	0,499	0,508

Сезонное варьирование скоростей относительного роста внутренних органов одновозрастных полевок указывает на различный характер коррелятивных связей, который обусловлен неодинаковой скоростью роста и развития животных в разных условиях. При этом условия развития влияют таким образом (Ищенко, 1967), что аллометрические зависимости у сравниваемых групп оказываются различными. Если в каждой возрастной группе для всех сезонов вычислить коэффициент вариации показателя скорости относительного роста, то получим сезонную изменчивость относительного роста органов одновозрастных животных (табл. 3). Как видно, изменчивость в некоторых случаях довольно высокая. Последнее как раз и свидетельствует об изменениях аллометрических зависимостей. После суммирования значений коэффициента вариации каждого органа во всех возрастных группах (Σ^1, C.V.) можно заме-

тить, что наиболее изменчив темп относительного роста надпочечников (Дюльдин, 1973), степень варьирования относительного роста сердца значительно меньше. Самую низкую изменчивость имеют печень и почки. Это указывает на то, что наиболее чутко на сезонные изменения условий внешней среды реагируют надпочечники, скорость относительного роста которых изменяется значительней, чем темп относительного роста сердца, печени и почек. Кроме того, можно заметить, что степень вариабельности скорости относительного роста большинства органов у самцов значительно выше, чем у самок. Сезонная изменчивость скорости относительного роста печени, надпочечников и почек выше у полувзрослых животных. Аддитивные значения коэффициента вариации всех изученных органов в возрастных группах (Σ^2 C.V.) указывают на минимальную величину вариабельности показателя скорости относительного роста у особей первой возрастной группы. Последнее свидетельствует о более сильных коррелятивных связях у молодых полевок. При половом созревании и начале размножения (грызуны второй возрастной группы) эти связи ослабевают. У взрослых полевок коррелятивные связи снова усиливаются.

Заключение

Проведенные исследования позволяют заключить, что наряду с животными, имеющими сильно выраженные коррелятивные связи, встречаются особи, у которых эти связи ослаблены. Понятно, что при всяком изменении условий существования, требующем от организма изменения уровня метаболизма, преимущество получают те особи, которые могут в минимально короткое время при небольших энергетических затратах повысить или понизить (в зависимости от ситуации) уровень обмена веществ, т. е. осуществить физиологическую перестройку организма. Совершить такую перестройку проще всего животным с ослабленными коррелятивными связями. Ослабление связей достигается с помощью механизмов регуляции, которые осуществляют перераспределение энергии и вещества между органами. Существование этих механизмов значительно повышает индивидуальную приспособляемость животных к действию частных факторов отбора. Естественно, что животные одной популяции различаются не только отдельными признаками, но и характером коррелятивных связей этих признаков. Вполне закономерно поэтому, что естественный отбор действует в направлении выработки полиморфизма коррелятивных связей животных (Шмальгаузен, 1940; Ищенко, 1966). Причем на различных стадиях онтогенеза направление действия отбора меняется, что находит свое отражение в «флуктуациях» коррелятивных связей животных. Если на ранних стадиях индивидуального развития корреляция между органами сильная и естественный отбор способствует выживанию особей с сильно выраженными коррелятивными связями, то в дальнейшем эти связи ослабевают (табл. 3). Ослабление коррелятивных связей приобретает особое значение в период полового созревания и начала размножения, т. е. в тот момент, когда ставится вопрос о сохранении вида. Кроме того, такая раскоррелированность предшествует физиологической перестройке, которая при этом может быть осуществлена в кратчайшее время и требует от животных небольших энергозатрат. В ходе дальнейшего онтогенеза организм снова идет по пути усиления коррелятивных связей. Последнее возможно при наличии дополнительных источников энергии (достаточной степени обеспеченности кормом). При отсутствии богатой кормовой базы подобные «флуктуации» в сторону усиления коррелятивных связей после уже осуществленного их ослабления затруднены. С трудностью восстановления сильных коррелятив-

Таблица 3

Сезонная изменчивость скорости относительного роста внутренних органов

Пол	Возрастная группа	Коэффициент вариации (C. V.) показателя скорости относительного роста (в)				Σ^2(C. V.)
		Печень	Надпочечник	Почка	Сердце	
♀	Juvenis	2,87	30,88	8,11	4,52	46,38
	Subadultus	13,81	73,54	30,00	18,48	135,83
	Adultus	7,49	38,01	16,31	46,99	108,80
	Σ^1(C.V.)	24,17	142,43	54,42	69,99	
♂	Juvenis	6,17	25,34	2,74	7,34	41,59
	Subadultus	46,94	94,96	29,31	60,63	231,84
	Adultus	26,18	73,93	18,31	63,58	182,00
	Σ^1(C.V.)	79,29	194,23	50,36	131,55	

ных связей и, вследствие этого, нарушением энергетического баланса можно, по-видимому, связать повышение элиминации среди размножавшихся грызунов при ухудшении внешних условий, что наблюдается чаще всего в осенне-зимний период, т. е. в экстремальных условиях, когда поступление в организм дополнительных энергетических ресурсов затруднено.

ЛИТЕРАТУРА

Башенина Н. В. 1953. К вопросу об определении возраста обыкновенной полевки (Microtus arvalis Pall.). Зоол. журн., т. 32, в. 4, с. 730—743.

Дюльдин А. А. 1973. Коэффициент вариации и аллометрия. Экология, № 6, с. 97—99.

Егоров Ю. Е. 1974. Аллометрия и метод индексов в систематике и морфологии. Зоол. журн., т. 53, в. 5, с. 684—691.

Ємельянов І. Г. 1973. Внутрішньопопуляційні відмінності деяких інтер'єрних ознак полівки рудої (Clethrionomys glareolus Schreb.). Зб. праць Зоол. музею, № 35, с. 83—85.

Емельянов И. Г. 1974. Популяционные особенности относительного роста некоторых внутренних органов Microtus socialis Pall. Тр. I Междунар. териол. конгр., т. I. М., с. 209—210.

Емельянов И. Г. 1975. Изменения скорости роста некоторых внутренних органов в различных весовых группах популяции рыжей полевки. Тр. 2-го Всес. совещ. по млекопитающим. М., с. 75—78.

Ищенко В. Г. 1964. Внутрипопуляционная изменчивость сибирского углозуба. Тез. докл. совещ. по внутривид. изменч. и микроэволюции. Свердловск, с. 50—51.

Ищенко В. Г. 1966. Внутрипопуляционная изменчивость сибирского углозуба. Тр. Совещ. по внутривид. изменч. и микроэволюции. Свердловск, с. 357—360.

Ищенко В. Г. 1967. Внутрипопуляционная изменчивость аллометрических показателей у водяной полевки. В сб.: «Экологические основы адаптации животных». Тр. МОИП, отд. биол., т. 25. М., 91—97.

Канеп С. В. 1967. Аллометрические соотношения признаков черепа некоторых видов серых полевок. Вест. ЛГУ, № 9, с. 39—43.

Ларина Н. И., Лапшов В. А. 1974. К методике выделения возрастных групп у некорнезубых полевок. В сб.: «Физиологическая и популяционная экология животных», в. 2(4). Саратов, с. 92—97.

Матвеев Б. С. 1968. Сравнительный метод исследования и его значение в изучении причин изменения темпов развития в эволюции онтогенезов. В сб.: «Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции». М., с. 22—37.

Межжерин В. А. 1972. Метод биоэкономического анализа биологических систем. В сб.: «Диалектико-материалистический анализ основных методов исследования в биологии и медицине». К., с. 166—175.

Плохинский Н. А. 1961. Биометрия. Новосибирск (СО АН СССР).

Рокицкий П. Ф. 1961. Основы вариационной статистики для биологов. Минск.

Туманов И. Л. 1972. Возрастные изменения морфо-физиологических показателей некоторых видов куньих. Зоол. журн., т. 51, в. 5, с. 694—703.

Шварц С. С., Ищенко В. Г., Овчинникова Н. А., Оленев В. Г., Покровский А. В., Пястолова О. А. 1964. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов. Журн. общ. биол., т. 25, № 6, с. 417—433.
Шварц С. С., Ищенко В. Г., Добринская Л. А., Амстиславский А. З., Брусынина И. Н., Паракецов И. А., Яковлева А. С. 1968. Скорость роста и размеры мозга рыб. Зоол. журн., т. 47, в. 6, с. 901—915.
Шмальгаузен І. І. 1927. Проблема пропорційного та непропорційного росту. Зб. праць біол. ін-ту, в. 2. К., с. 77—103.
Шмальгаузен И. И. 1935. Определение основных понятий и методика исследования роста. В сб.: «Рост животных». М.—Л., с. 8—60.
Шмальгаузен И. И. 1940. Изменчивость и смена адаптивных норм в процессе эволюции. Журн. общ. биол., т. I, № 4, с. 509—528.
Яковлева А. С. 1970. О размерах и скорости роста мозга чира северных популяций. Экология, № 6, с. 103—106.
Bährens D. 1959. Zur Methodik allometrischer Untersuchungen nach Studien an Musteliden. Zool. Anz., v. 162, N 1—2, p. 30—37.
Boccard R., Le Guelte P., Arnoux J. 1964. Influence de la vitesse de croissance sur la valeur des coefficients d'allometrie des tissus corporels de l'agneau. C.R. Acad. Sci., v. 258, N 6, p. 1908—1909.
Boccard R., Dumont B. L. 1970. Etude de l'accroissement relatif de la musculature en fonction de la vitesse de croissance corporelle chez l'Agneau (Ovis aries). C.R. Soc. Biol., Fr., v. 164, N 6, p. 1251—1253.
Bryden M. M. 1971. Size and growth of viscera in the southern elephant seal, Mirounga leonina. Austral. J. Zool., v. 19, N 2, p. 103—120.
Frick H. 1961. Allometrische Untersuchungen an inneren Organen von Säugetieren als Beitrag zur «neuen Systematik». Z. Säugetierkunde, v. 26, N 3, p. 138—142.
Huxley J. S. 1927. Further work in heterogenic growth. Biol. Zbl., 47.
Huxley J. S. 1932. Problems of relative growth. London.
Krebs Ch. J. 1964. Cyclic variation in skull-body regression of lemmings. Canad. J. Zool., v. 42, N 4, p. 631—643.

Институт зоологии АН УССР

Поступила в редакцию 18.XI 1974 г.

I. G. Emel'janov

STUDY OF RELATIVE GROWTH OF CERTAIN VISCERA IN *MICROTUS SOCIALIS* PALL. FROM POPULATION OF THE ASKANIJA NOVA VIRGIN STEPPE

Summary

Positive allometry of the liver and negative allometry of the adrenal glands, kidneys and heart are established for *M. socialis* Pall. Differences in the relative growth rate are observed for individuals of various sex and age. Seasonal variability of the relative growth rate of viscera was determined in animals of the same age. The correlation strength changes with age which permits supposing the existence of endogenic regulation of characters' correlation.

Institute of Zoology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR